

## Résumé

*Les semences de palmier à huile sont des hybrides dont le fruit à coque mince est obtenu en croisant des arbres à coque épaisse avec des arbres sans coque. Ces derniers, femelle stérile, sont improductifs et utilisés comme parents mâles. Or la sexualisation mâle est induite, entre autres, par un stress lié à la production. L'obtention de pollen en quantité suffisante est donc un problème majeur, qui limite la diffusion des meilleures variétés. Une méthode d'élagage très sévère des palmiers sans coque, pisifera, a permis une meilleure compréhension de la sexualisation des inflorescences. Avec une production de pollen multipliée par quatre, le matériel vulgarisé est plus productif et plus résistant à la fusariose.*

## Abstract

*Oil palm seeds are taken from hybrids whose thin-shelled fruits are obtained by crossing thick-shelled palms with shellless palms. The latter, which are sterile females, are used as male parents. Male inflorescence formation is induced, amongst other things, by stress linked to production. Obtaining sufficient quantities of pollen is thus a major problem, which hinders the dissemination of the best varieties. Very severe pruning of shellless—pisifera—palms provided a greater understanding of inflorescence sex differentiation. Pollen production has since been quadrupled, and the planting material currently extended is more productive and more resistant to vascular wilt.*

# Disponibilité de pollen performant pour la production de semences améliorées de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.)

Durand-Gasselin T.<sup>1</sup>, Noiret J.M.<sup>2</sup>, Kouamé Kouamé R.<sup>3</sup>, Cochard B.<sup>1</sup>, Adon B.<sup>3</sup>

1 CIRAD-CP, 01 BP 6483, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

2 CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

3 CNRA, Station de La Mé, 13 BP 989 Abidjan 13, Côte d'Ivoire

Les palmiers à huile issus de semences sélectionnées sont des hybrides dont le fruit est de type tenera, à coque mince. Ils sont obtenus en croisant des arbres à type de fruit dura, à coque épaisse, avec des arbres à type de fruit pisifera, sans coque. L'épaisseur de la coque est contrôlée par le gène codominant *Sh*. Les arbres pisifera ont le fruit le plus riche en pulpe, et donc en huile, mais présentent une très forte stérilité femelle. Ce sont les arbres tenera qui sont commercialement les plus intéressants (Meunier et Gascon, 1972).

L'amélioration des variétés de palmier à huile est réalisée suivant un schéma de sélection récurrente réciproque dans lequel des tests de descendance permettent d'identifier les meilleurs croisements et d'évaluer l'aptitude à la combinaison des parents du programme (Meunier et Gascon, 1972). Les meilleurs croisements sont sélectionnés sur un ensemble de caractères et sont diffusés à partir des autofécondations ou des combinaisons parentales pour obtenir un nombre suffisant de semences. Une catégorie commerciale est donc constituée d'une population de croisements ayant les caractéristiques moyennes d'un seul ou de plusieurs croisements sé-

lectionnés en test (Gascon *et al.*, 1981 ; Jacquemard *et al.*, 1981).

Les parents pisifera des croisements doivent obligatoirement être utilisés comme mâles en raison de leur forte stérilité femelle. Or la sexualisation mâle des inflorescences chez le palmier à huile résulte d'un stress consécutif soit à une forte production de régimes (absente pour les pisifera abortifs), soit à l'action combinée de la production de régimes et de facteurs de l'environnement, principalement l'alimentation hydrique (Michaux, 1961 ; Hardon et Corley, 1976). En l'absence d'une saison sèche marquée, un pisifera peut produire uniquement des inflorescences femelles, qui avortent.

Deux faits viennent encore entraver la formation de pollen chez les pisifera utilisés pour produire des semences. Ces pisifera proviennent de populations à sex-ratio élevé (rapport du nombre d'inflorescences femelles sur le nombre total d'inflorescences). Les populations de palmiers ont en effet été réparties en deux groupes en fonction de leur sex-ratio pour exploiter un effet d'hétérosis entre eux, et le groupe à faible sex-ratio ne comporte que des dura. En outre, l'amélioration de la production de régimes est surtout due à une augmentation

du nombre de régimes, donc du sex-ratio (Meunier *et al.*, 1989).

Il en résulte que l'obtention de pollen en quantité suffisante constitue une contrainte majeure pour la production de semences de palmier à huile et limite la diffusion des meilleures variétés. Différentes méthodes ont été testées afin d'augmenter la production d'inflorescences mâles, en particulier la réduction de la surface foliaire, associée ou non à des traitements à base de phytohormones sur les inflorescences femelles destinés à déclencher le développement de fruits parthénocarpiques et donc la production de régimes (Jacquemard et Ahizi, 1981). On sait que la réduction de la surface foliaire favorise la sexualisation mâle chez le palmier à huile et on a en particulier observé que le prélèvement du cylindre formé par les feuilles non ouvertes pour la culture *in vitro* entraînait un cycle mâle très marqué. Partant de ces observations, nous avons testé un élagage très sévère, mais qui préserve la survie des pisifera. Les résultats sont présentés dans cet article.

## Matériel et méthodes

### Matériel végétal

La méthode d'élagage a été testée sur des pisifera de l'origine La Mé (BRT10) utilisés pour la production de semences. Cette origine se caractérise par un sex-ratio particulièrement élevé (Berchoux et Gascon, 1965). Les pisifera ont été répartis dans deux groupes pour tenir compte de l'âge — les pisifera du groupe I ont environ 20 ans de plus que ceux du groupe II — et de la génération des parents : les pisifera du groupe I appartiennent à l'autofécondation de LM2T alors que ceux du groupe II appartiennent à trois familles résultant de deux générations d'autofécondation de LM2T ou de LM10T (tableau 1).

Les pisifera ayant le caractère *little leaf*, caractère génétique récessif présent dans l'origine La Mé, ont été éliminés en raison de l'influence de ce caractère sur le sex-ratio.

### Méthode d'élagage

Toutes les feuilles ouvertes des pisifera à élaguer ont été coupées au point C ; leur limbe a donc été entièrement supprimé. Les feuilles non ouvertes de la flèche ont été coupées à 1 m environ de la base (photos 1 et 2). Le traitement n'a pas été répété. Dans les conditions de La Mé, il n'a pas été nécessaire de réaliser des traitements phytosanitaires et aucun pisifera n'est mort.

### Dispositif expérimental

Dans chaque groupe, un certain nombre de pisifera témoins, non élagués, ont été choisis, et les autres ont été répartis en 12 sous-groupes, les sous-groupes devant être élagués à un mois d'intervalle afin de déceler un éventuel effet saisonnier (tableau 2).

### Observations et paramètres étudiés

Pour chaque pisifera, les observations ont porté sur la production d'inflorescences mâles, la date retenue étant celle de l'anthèse de l'inflorescence. Deux cas d'inflorescences hermaphrodites ont été observés et enregistrés comme mâle. L'intervalle de temps entre la date de l'élagage et la date de l'anthèse a été calculé pour chaque inflorescence. Pour le groupe témoin, cet intervalle a été calculé à partir de la date du début de l'essai, soit le 1<sup>er</sup> février 1995. Les observations ont été conduites pendant quatre ans après l'élagage et la viabilité du pollen a été contrôlée pour toutes les inflorescences.

## Résultats

### Emission d'inflorescences mâles

Le tableau 3 présente les résultats obtenus. Dans le groupe élagué, 93 % des pisifera, soit 84 sur 90, ont produit des inflorescences mâles contre 22 %, soit 7 sur 32, pour les témoins. L'ampleur de cette différence se retrouve pour le nombre d'inflorescences mâles produites : 6,9 par pisifera élagué contre 1,6 par pisifera témoin, soit 4 fois plus. L'effet de l'élagage a essentiellement porté sur le nombre de pisifera qui ont produit des inflorescences. En effet, le nombre d'inflorescences produites par ces pisifera est sensiblement le même qu'ils soient élagués (7,4) ou non (7,1). Ces résultats sont illustrés par les figures 1 (pisifera élagués) et 2 (groupe témoin).

Les figures 3 et 4 présentent la variabilité des résultats observés par géniteur et mettent en évidence l'ampleur des séries d'inflorescences mâles observées. La durée moyenne d'un cycle mâle (tableau 3) a été estimée à partir du nombre de mois de pro-

Tableau 1. Matériel végétal. / *Planting material.*

Groupe Group	Année de plantation <i>Planting year</i>	Famille Family	Pedigree	Nombre de pisifera <i>Number of pisiferas</i>	
				témoins controls	élagués <i>pruned</i>
I	1961 1963	LM 495	LM 2 T AF / self		22
		LM 722	LM 2 T AF / self	17	32
	<b>sous-total / sub-total</b>			<b>17</b>	<b>54</b>
II	1982 1984 1984	LM 10129	LM 2042 T AF / self (1)	8	12
		LM 12011	LM 4998 T AF / self (2)	1	12
		LM 12068	LM 4995 T AF / self (1)	6	12
<b>sous-total / sub-total</b>			<b>15</b>	<b>36</b>	
<b>Total</b>			<b>32</b>	<b>90</b>	

(1) de LM2 T AF / from LM 2 T self  
(2) de LM10 T AF / from LM 10 T self

Tableau 2. Dates d'élagage. / *Pruning dates.*

Date d'élagage / <i>Pruning date</i>	Nombre de pisifera du groupe I <i>Number of group I pisiferas</i>	Nombre de pisifera du groupe II <i>Number of group II pisiferas</i>
A : 01/02/1995	5	3
B : 01/03/1995	5	3
C : 01/04/1995	4	3
D : 01/05/1995	4	3
E : 01/06/1995	3	3
F : 01/07/1995	4	3
G : 01/08/1995	4	3
H : 01/09/1995	5	3
I : 01/10/1995	4	3
J : 01/11/1995	6	3
K : 01/12/1995	5	3
M : 01/02/1996	5	3
Total	54	36



Photos 1 et 2.  
Pisifera élagués, station de La Mé, 1998.  
Pruned pisiferas, La Mé station, 1998.

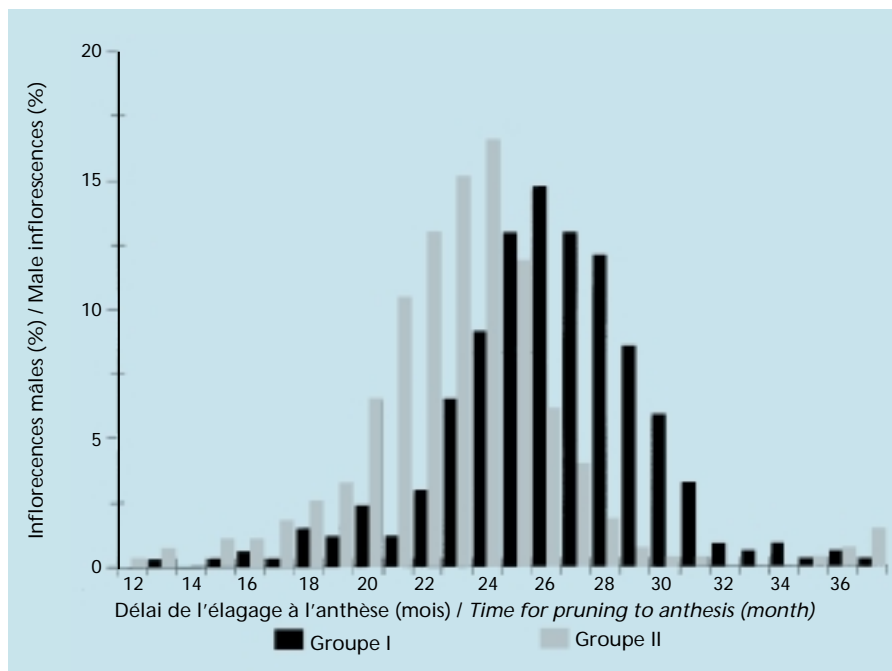


Figure 1. Emission mensuelle d'inflorescences mâles des pisifera après élagage. / Monthly male inflorescence emission by pruned pisifera after pruning.

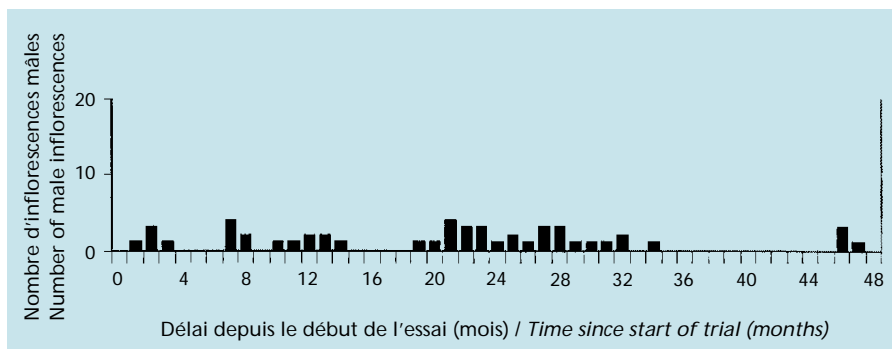


Figure 2. Emission mensuelle d'inflorescences mâles des pisifera du groupe témoin. / Monthly male inflorescence emission by pruned pisifera in the control group.

duction d'inflorescences mâles en considérant la période 18-32 mois après l'anthesis pour le groupe I (96 % des inflorescences produites) et 16-30 mois pour le groupe II (95 % des inflorescences produites) (tableau 3).

L'élagage a provoqué un avortement important de jeunes inflorescences parmi lesquelles des fleurs mâles, induites avant le début de l'essai, qui auraient été émises dans les mois suivant l'élagage. Cet avortement correspond à l'émission d'inflorescences mâles par les témoins pendant les quinze premiers mois durant lesquels la production des pisifera élagués a été beaucoup plus faible.

#### Influence de l'âge des pisifera

L'effet de l'élagage semble plus marqué pour les pisifera du groupe II, plus jeunes (14 ans) que pour ceux du groupe I (34 ans). En effet, la différence entre pisifera élagués et témoins est plus importante dans le groupe II que dans le groupe I pour le nombre de pisifera producteurs et le nombre d'inflorescences mâles induites (tableau 3). Par ailleurs, la plus forte production d'inflorescences mâles dans le groupe II est due à une durée moyenne du cycle mâle plus longue (7,2 mois contre 5,9).

Le temps de réponse à l'élagage est différent dans les deux groupes. La figure 5

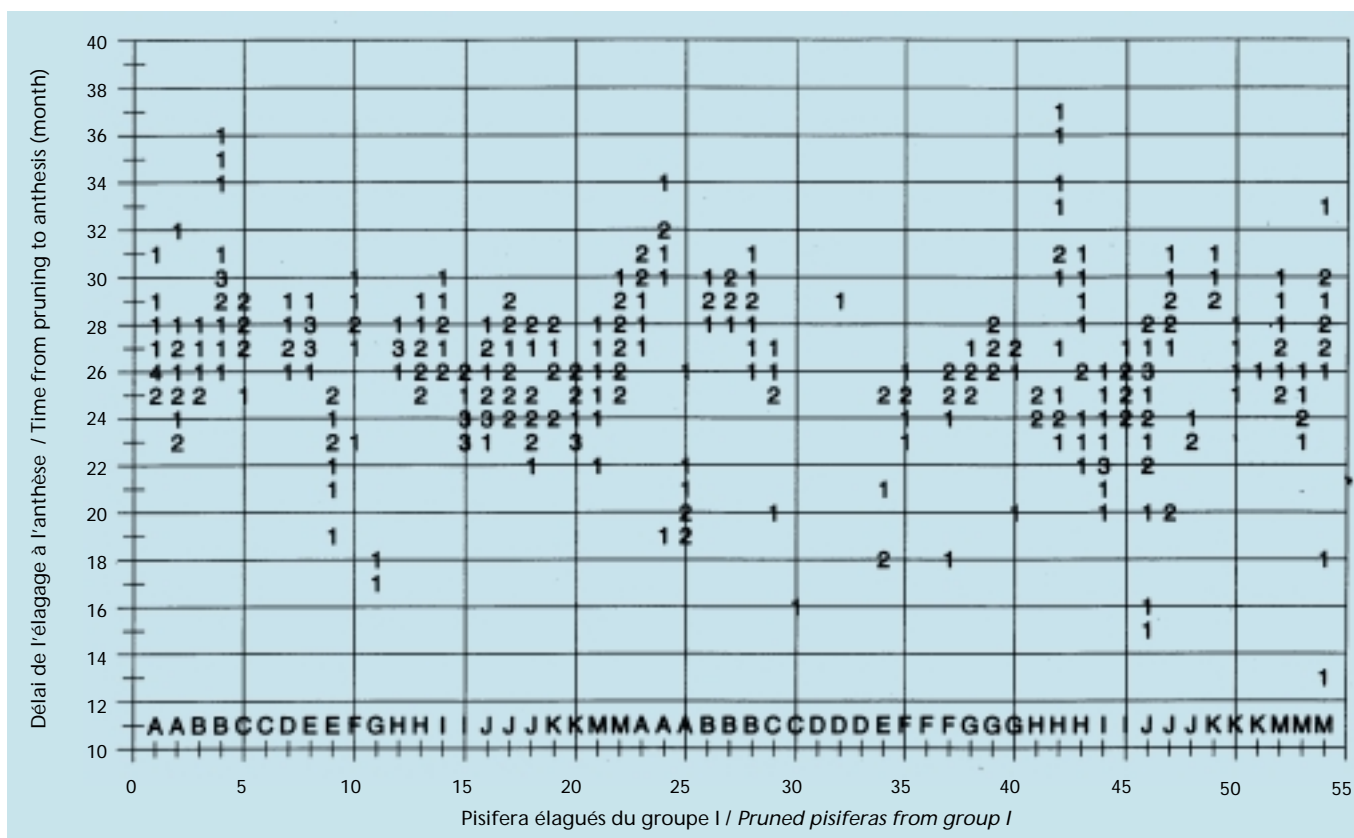


Figure 3. Nombre d'inflorescences mâles par pisifera élagué du groupe I. / Number of male inflorescences per pruned pisifera from group I.

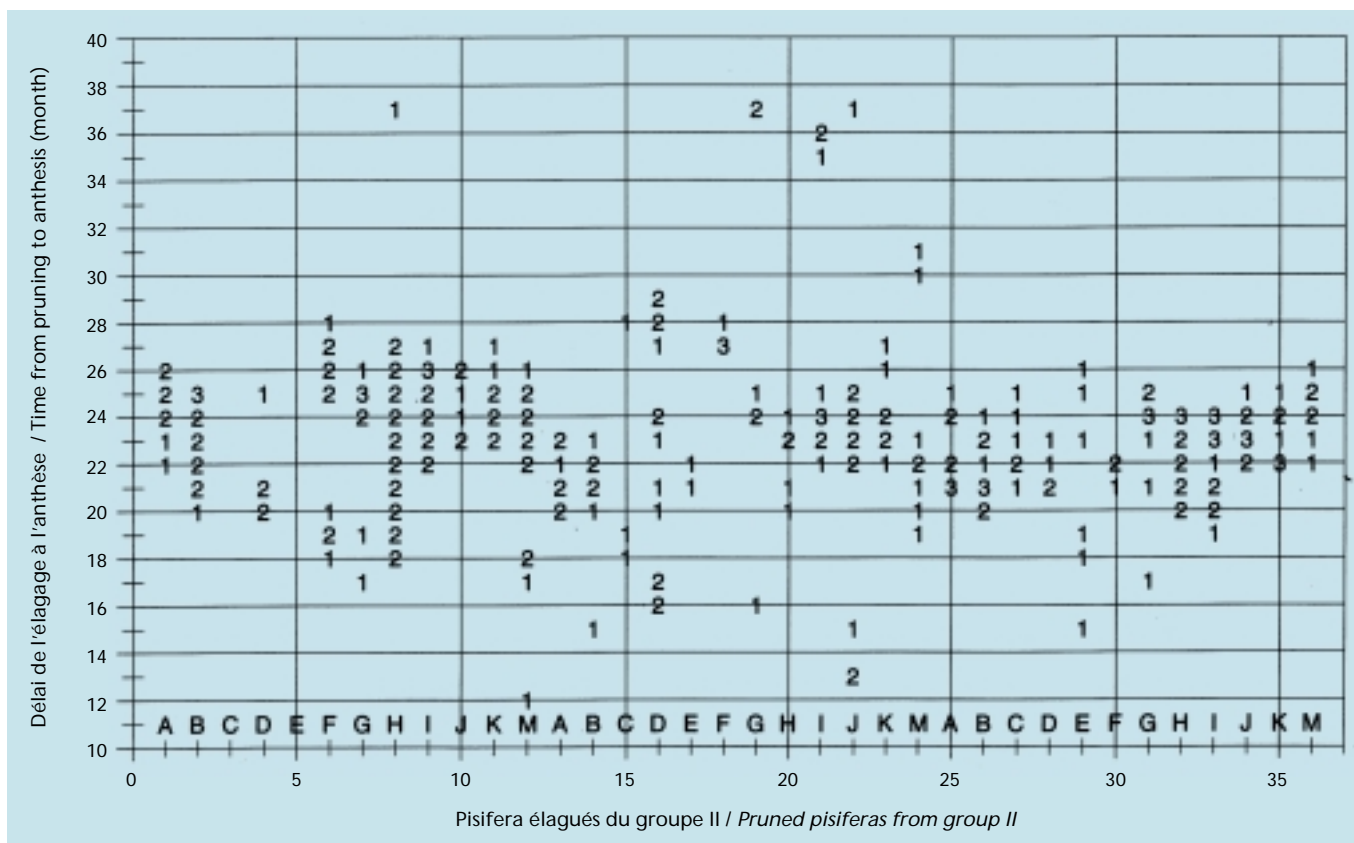


Figure 4. Nombre d'inflorescences mâles par pisifera élagué du groupe II. / Number of male inflorescences per pruned pisifera from group II.

Tableau 3. Emission d'inflorescences mâles par groupe de pisifera. / Male inflorescence emission per pisifera group.

Groupe Group	Objet Treatment	Nombre de pisifera Number of pisiferas	Nombre d'inflorescences Number of inflorescence		Durée moyenne du cycle (en mois) Mean cycle length (in months)	% de pisifera / % of pisiferas				
			total	par pisifera per pisifera		Nombre d'inflorescences mâles émises Number of male inflorescences emitted				
						0	1 - 5	6 - 10	11 - 15	>15
I	élagué / pruned témoin / control	54	342	6,3	5,9	7,4	35,2	46,3	11,1	
		17	49	2,9		72,2	11,1	11,1		5,6
II	élagué / pruned témoin / control	36	278	7,7	7,2	5,6	49,4	47,2	25,0	2,8
		15	1	0,1		93,3	6,7			

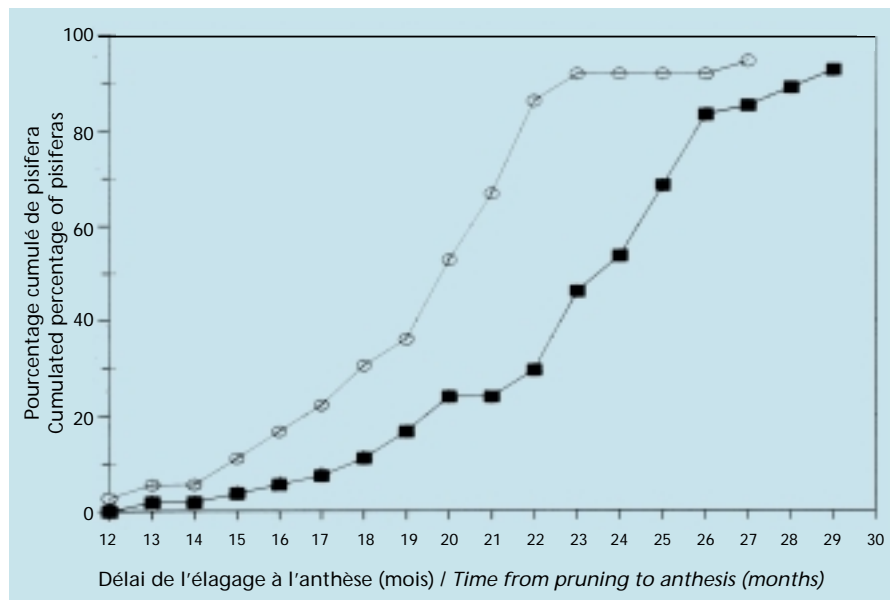


Figure 5. Pourcentage cumulé de pisifera élagués produisant des inflorescences mâles. / Cumulated percentage of pruned pisiferas producing male inflorescences.

montre l'évolution du pourcentage cumulé de pisifera produisant des inflorescences en fonction du nombre de mois écoulés entre l'élagage et l'anthesis. On remarque que les premiers effets de l'élagage se font nettement sentir après 22 mois dans le groupe I et 18 mois pour le groupe II. Les points d'inflexion des courbes se situent à environ 24 mois pour le groupe I et 20 mois pour le groupe II. Les palmiers pisifera du groupe II (14 ans) réagissent donc un peu plus tôt que ceux du groupe I (34 ans). Cette différence s'explique probablement par un rythme d'émission foliaire légèrement plus rapide chez les jeunes palmiers (figure 6).

#### Variation saisonnière

Le tableau 4 donne le nombre moyen de fleurs mâles émises par date d'élagage ainsi que la répartition des pisifera en fonction du nombre d'inflorescences émises, qui traduit l'intensité de l'effet de l'élagage. Pour les deux groupes, la période d'élagage de

septembre à mars est la plus favorable, la période d'avril à août étant moins.

#### Viabilité du pollen

Toutes les inflorescences mâles observées ont été ensachées. Le pollen récolté a été déshydraté puis conditionné sous vide, et sa viabilité a été mesurée. En moyenne, les pourcentages de germination sont identiques que l'arbre ait été élagué ou non : 82 % contre 83 % (tableau 5).

## Discussion

#### Sexualisation des inflorescences

De nombreuses études ont été entreprises pour comprendre les mécanismes d'induction du sexe des fleurs, mais le plus souvent en utilisant des palmiers dura et tenera qui subissent un stress dû à une production normale de régimes. L'utilisation de pisifera permet de s'affranchir de cette contrainte.

Ces travaux portent principalement sur les variations du sex-ratio. Or, le sex-ratio ne suffit pas pour décrire l'émission d'inflorescences mâles. En effet, il peut varier sans que le nombre d'inflorescences mâles augmente lorsque, par exemple, un avortement préférentiel des inflorescences d'un sexe se produit (Corley, 1976). Les avortements, liés au stress climatique, surviennent en général au même moment pour tous les arbres et portent sur des inflorescences initiées au cours de la même période.

Ces études montrent l'influence de nombreux facteurs, tous en interaction, sur le déterminisme de la sexualisation. L'élagage (réduction de la surface foliaire) induit une augmentation du nombre d'inflorescences mâles (Gray, 1969), mais il faut attendre environ deux ans pour l'observer (Corley et Hew, 1976). Beirnaert (1935) rapporte que des palmiers visités par des tisserins et dépourvus de limbes depuis des années portaient chacun 40 à 60 inflorescences, toutes mâles. L'influence de la lumière a été évoquée (Broekmans, 1957) ou encore celle de la nutrition minérale (Sparnaaij, 1960) et du ratio assimilats/production (Beirnaert, 1935). On peut encore citer : les périodes de sécheresse, l'ombrage, les régulateurs de croissance, les cultures intercalaires, l'âge du palmier, la production... (Sparnaaij *et al.*, 1963 ; Corley, 1976 ; Corley et Hew, 1976 ; Hartley, 1988). La fusariose dans sa forme chronique provoque également une augmentation du nombre d'inflorescences mâles (Franqueville, comm. pers.).

Par ailleurs, l'augmentation du nombre de régimes (Meunier *et al.*, 1989), et par conséquent l'augmentation du sex-ratio, constitue l'un des facteurs majeurs de l'accroissement de la production du palmier à huile. L'amélioration génétique accentue la féminisation des palmiers améliorés et donc potentiellement celle des pisifera utilisés dans les programmes d'amélioration. L'origine La Mé, sur la-

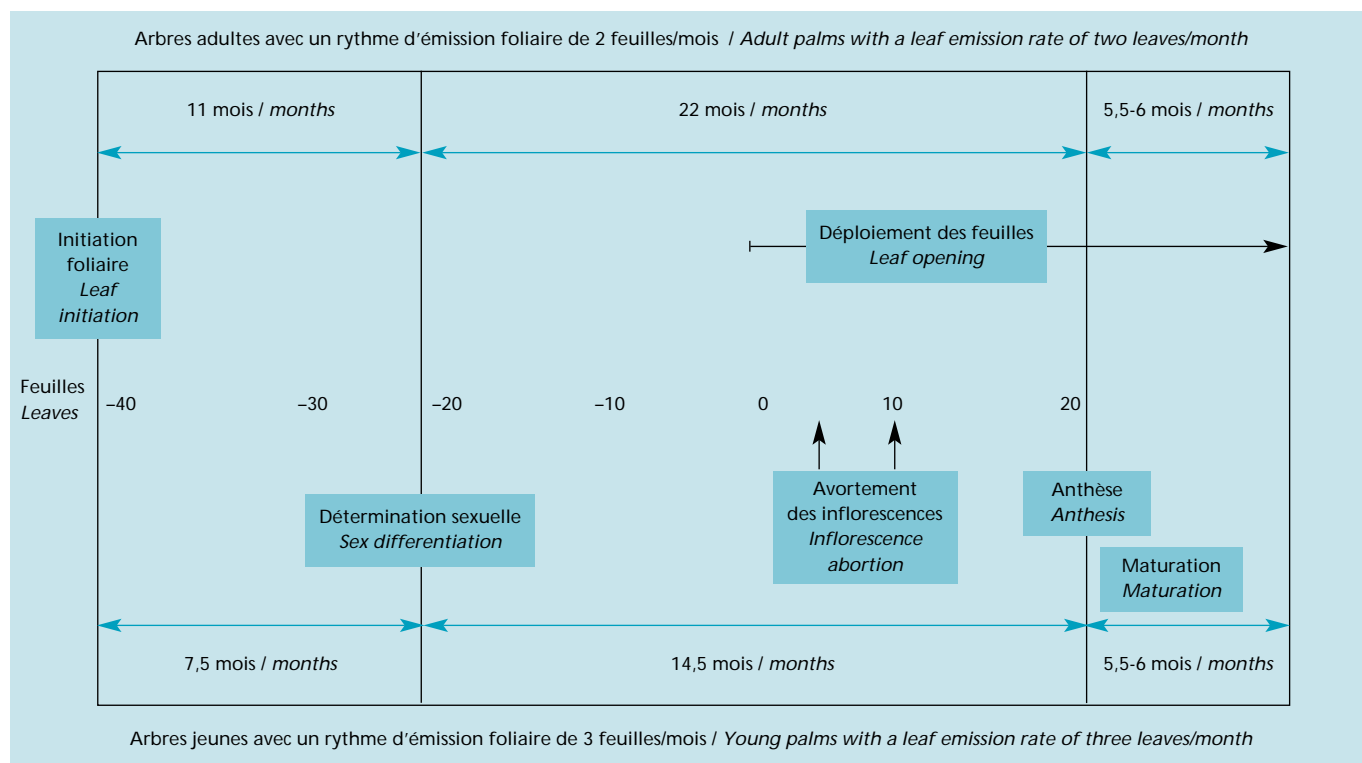


Figure 6. Chronologie du développement des inflorescences du palmier à huile (Hartley, 1988). / *Chronology of oil palm inflorescence development (Hartley, 1988).*

Tableau 4. Résultats par date d'élagage. / *Results per pruning date.*

Groupe Group	Nombre d'inflorescences par pisifera Number of inflorescences per pisifera	Nombre de pisifera par date d'élagage Number of pisiferas per pruning date											
		2/95	3/95	4/95	5/95	6/95	7/95	8/95	9/95	10/95	11/95	12/95	2/96
I	0			1	2		1						
	1 - 5		3	2	2	1	1	3	1		1	3	1
	6 - 10	5	1	1		2	2	1	2	4	3	2	1
	11 - 15		1							1		2	2
	> 15												
	Nombre moyen de fleurs mâles par pisifera Mean number of male flowers per pisifera	8,4	6,6	3,3	1,5	7,0	4,3	4,3	8,3	8,0	9,7	4,0	10,3
II	0			1		1							
	1 - 5			1	2	1	2		1				
	6 - 10	3	2	1		1		3		1	2	3	2
	11 - 15		1		1		1			1	2	1	1
	> 15								1				
	Nombre moyen de fleurs mâles par pisifera Mean number of male flowers per pisifera	7,7	9,3	3,0	7,7	2,7	6,0	7,3	12,3	11,3	8,7	7,7	9,3

quelle nous avons travaillé, est l'une des plus féminine (Gascon et Berchoux, 1964), et ses pisifera sont très fortement abortifs. Ces caractères ne favorisent évidemment pas l'émission d'inflorescences mâles et rendent donc nos résultats d'autant plus significatifs.

Avec un rythme d'émission de deux feuilles par mois, on estime à 22 mois le

décal entre la sexualisation et l'anthèse (Henry, 1957 ; figure 6, inspirée de Hartley, 1988). Nous avons trouvé un décal entre l'élagage et l'anthèse de 20 mois pour les palmiers pisifera de 14 ans, et de 24 mois pour ceux de 34 ans. Compte tenu des conditions climatiques de la station de La Mé, nos résultats apparaissent en accord avec la figure 6. En effet, à La Mé, on

compte environ 21 feuilles par an pour des tenera de plus de 15 ans. On sait aussi que le rythme d'émission foliaire est plus rapide pour les pisifera que pour les tenera ou les dura, mais inversement, l'élagage sévère a dû le ralentir fortement pendant une partie de nos observations. L'élagage a donc bien agi sur la sexualisation des inflorescences.

Tableau 5. Qualité du pollen récolté. / *Quality of the pollen collected.*

	Nombre d'inflorescences contrôlées* / <i>Number of inflorescences checked*</i>	Pourcentage de germination moyen / <i>Mean germination rate</i>	Ecart type <i>Standard deviation</i>
Groupe élagué / <i>Pruned group</i>	535	82,6	13,6
Groupe témoin / <i>Control group</i>	46	81,7	12,1

\* Les inflorescences non récoltées, le plus souvent rongées par un écureuil ou une souris, ont été éliminées. / *Excluding those inflorescences not collected, generally due to squirrel or mouse damage.*

L'élagage, tel que nous l'avons pratiqué, produit un stress important dès le premier jour car la photosynthèse est presque supprimée. Ce stress se fait sentir sur plusieurs semaines puisque le palmier ne retrouve une surface foliaire importante que 4 à 6 mois plus tard avec 10 à 15 feuilles épanouies. Il semble avoir un effet plus important s'il coïncide avec la saison sèche, de fin novembre à mars. L'élagage réalisé en avril, au début de la saison des pluies, est le moins efficace. Parmi les six géniteurs élagués qui n'ont pas émis d'inflorescences mâles, deux ont été élagués en avril, deux en mai, un en juin et un en juillet, c'est-à-dire juste avant ou pendant la saison des pluies.

### Conduite de l'élagage

Notre objectif premier est de disposer de pollen très régulièrement sur les pisifera les plus utiles. Une des questions est donc de savoir s'il est possible de répéter l'élagage régulièrement et selon quel rythme. Après l'élagage, l'émission des inflorescences dure environ une année : entre 22 et 32 mois, pour le groupe I, et entre 18 et 29 mois, pour le groupe II. On pourrait envisager d'effectuer l'élagage tous les ans. Même si cette pratique mérite d'être essayée, nous ne l'avons pas retenue pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le deuxième élagage, à 12 mois, et le troisième, à 24 mois, vont interagir avec les effets du premier. Priver le palmier de ses feuilles vertes au moment de la croissance des fleurs va provoquer des avortements qui toucheront une partie des fleurs mâles induites par le premier élagage. Le troisième élagage interviendrait au moment de l'anthèse des fleurs induites par le premier, qui seraient alors privées d'assimilats : la qualité des fleurs et du pollen s'en trouverait sans doute affectée. La deuxième raison est plus pratique : l'ensachage et la surveillance des fleurs deviendraient extrêmement acrobatiques (à moins de monter de coûteux échafaudages autour de chaque pisifera pour remplacer les feuilles sur les

quelles les observateurs s'appuient). Enfin, l'exploitation des pisifera doit être envisagée sur quinze à vingt ans, il ne faut donc pas les fragiliser par des stress répétitifs importants.

Dès lors, il apparaît raisonnable de ne pratiquer un nouvel élagage qu'après la récolte de toutes les inflorescences mâles émises, vers 30 à 32 mois, et de proposer un nombre entier d'années soit 36 mois.

Chaque mois, un lot de pisifera (1/36 du nombre de pisifera exploités) est élagué ce qui permet de disposer en permanence de pollen. Dans une écologie favorable, où le rythme d'émission foliaire est plus rapide, il sera sans doute possible d'élaguer tous les 30 mois. Compte tenu des résultats obtenus à La Mé, on pourra, sur cette station, ne pas élaguer de mai à juillet pour tenir compte de la baisse de l'efficacité et de la qualité du pollen récolté pendant la saison des pluies. Chaque station devra adapter le calendrier d'élagage à son écologie.

Une autre option serait de réaliser un élagage régulier pour maintenir un nombre constant de feuilles, inférieur à la normale, ce qui provoque aussi une induction importante de fleurs mâles. Corley et Hew (1976) suggèrent, à partir de travaux sur des tenera, de laisser environ 16 feuilles par palmier. Sur les pisifera, puisqu'il n'y a pas de production, il faudrait peut-être en laisser moins. Là encore, la récolte du pollen serait rendue difficile (échafaudage). De plus, la nutrition d'une inflorescence est assurée principalement par la palme axile, or au moment de l'anthèse (feuille 20/22) celle-ci serait absente et la qualité du pollen pourrait en être affectée. Dans notre cas, le palmier a déjà émis au moins 30 feuilles au moment des premières anthèses.

Deux points importants doivent encore retenir notre attention. En effet, dans certaines écologies, il sera nécessaire de prendre des mesures phytosanitaires. En outre, nous n'avons pas encore testé l'effet d'un second élagage, mais les premiers résultats de l'application en routine de cette

technique montrent que l'effet semble se reproduire (tableau 6). Il conviendra d'en mesurer l'intensité.

## Applications

### Valeur des semences

La sortie variétale de notre schéma d'amélioration permet d'exploiter à la fois les aptitudes générale et spécifique à la combinaison, dans la mesure où les croisements testés sont reproduits exactement.

La reproduction d'un croisement dura par tenera se fait classiquement à partir de l'autofécondation de chacun des parents. Dans l'autofécondation du tenera, seuls les pisifera sont utilisés. Dans ce cas, il est important, pour obtenir une bonne représentation du tenera, de disposer de pollen pour un nombre aussi important que possible de pisifera.

Prenons un cas théorique. En plantant 144 palmiers de l'autofécondation du tenera on obtient 36 pisifera (1/4). Si on élague un pisifera par mois, soit chacun tous les trois ans, on obtient chaque mois du pollen d'un nouveau pisifera qui va donner 7 inflorescences sur six à sept mois. Ce pollen, une fois conditionné, peut être utilisé pendant au moins six mois, si bien qu'il sera disponible pendant douze mois (six mois de production + six mois de conservation). A tout moment, on dispose donc du pollen de 12 pisifera différents pour la production de semences, et au moment de la livraison des semences, en mélangeant six mois de production, un tenera sera représenté par plus de 18 pisifera différents. Ce nombre est ainsi bien suffisant pour reproduire fidèlement un croisement (Jacquesmard *et al.*, 1981).

Un croisement pourra être reproduit à plus de 5 millions de semences à condition de disposer de suffisamment de géniteurs femelles (dura). En effet, pour les conditions de la station de La Mé, avec 6,6 inflorescences tous les trois ans, soit 2,2 par an, un pisifera donne au minimum 200 unités de 15 mg de pollen par an et une fécondation (une unité) produit 700 à 800 graines (cas d'un palmier dura Deli autofécondé deux fois et âgé de 6 à 7 ans).

Dès lors, la production de semences peut être fondée sur la reproduction fidèle d'un petit nombre de très bons croisements. En diminuant le nombre de croisements reproduits on augmente la valeur moyenne du matériel végétal.

Cela s'applique à l'exemple de la reproduction des meilleurs hybrides du pro-

Tableau 6. Résultats provisoires (septembre 1999) de l'application en routine de l'élagage des pisifera. Des pisifera nouveaux ont été introduits, ils n'ont pas subi de premier élagage. Pour les autres un second élagage a été réalisé 36 mois après le premier. / *Provisional results (September 1999) of routine pisifera pruning. New pisiferas have been introduced and were not pruned first time round. For the others, a second pruning round was conducted 36 months after the first.*

Date d'élagage Pruning date	Nombre d'élagages Number of prunings	Nombre de pisifera élagués Number of pisiferas pruned	Nombre de pisifera produisant des inflorescences mâles* Number of pisiferas producing male inflorescences*
Novembre 1997 November 1997	1	5	5
Décembre 1997 December 1997	1	4	4
Janvier 1998 January 1998	1	4	1
Février 1998 February 1998	1 2	1 7	0 3
Mars 1998 March 1998	2	5	3
Avril 1998 April 1998	2	4	2
Mai 1998 May 1998	2	4	2
Juin 1998 June 1998	1 2	1 5	0 0
Juillet, août et septembre 1998 July, August and September 1998	1 2	3 10	0 0

\* La plupart des séries sont en cours. / *Most series are under way.*

gramme (Durand-Gasselinet al., 1998), dont les caractéristiques principales sont rappelées dans le tableau 7.

Avec une production de pollen limitée, il faut sélectionner environ 15 % des croisements pour produire 10 millions de semences. Avec une production de pollen multipliée par 4 ou 5, il est désormais facile de ne sélectionner que 3 % des croisements tout en conservant une bonne représentation des catégories hybrides. Le progrès génétique attendu pour la production d'huile est égal à la différence entre les valeurs  $V_2$  et  $V_1$  du matériel végétal sélectionné respectivement à un taux de 3 % et de 15 % (Gallais, 1990).

Dans notre cas on obtient un progrès de 5 à 6 % :

- valeur pour un taux de sélection de 15 % :  
 $V_1 = \mu + i_1 h^2 \sigma$ , soit  $V_1 = 125,8$
- valeur pour un taux de sélection de 3 % :  
 $V_2 = \mu + i_2 h^2 \sigma$ , soit  $V_2 = 131,7$   
avec  $\mu = 113$  (tableau 7),  $i_1 = 1,554$  et  $i_2 = 2,268$  ( $i$  étant l'indice de sélection),  $h^2 = 0,8$  à  $0,9$  dans notre système de test ( $h^2$  étant l'héritabilité au niveau du croisement, tableau 8).

La mise en œuvre pratique de ces dispositions ne pose pas de problème particulier dans le cas d'un travail en réseau. Il est en

effet assez rare de disposer de 144 plants d'une autofécondation tenera en un seul lieu en raison des surfaces que cela demande. En revanche, trois stations peuvent planter chacune 50 individus par autofécondation. L'échange de pollen entre elles permet alors une bonne représentation des pisifera et assure ainsi une qualité des semences égale sur les stations.

### Résistance à la fusariose des semences

La production de matériel résistant à la fusariose est réalisée à partir des catégories hybrides dont la résistance a été éprouvée après inoculation en préépinière et dont le comportement en champ dans une zone fusariée a été vérifié (Renard et al., 1980). Au sein de ces catégories hybrides, il subsiste une variabilité importante dont un exemple est donné dans le tableau 9 (Franqueville, comm. pers.).

Au départ, l'indice moyen de cette descendance hybride est de 93, ce qui la situe déjà à un bon niveau de tolérance. Au fur et à mesure de la réalisation des tests, les géniteurs pisifera A sensibles ainsi que les descendance A non résistantes ont été éliminés de la production de semences

résistantes, ce qui entraîne un progrès important (indice moyen de 82, en éliminant la dernière ligne et la dernière colonne du tableau 9).

L'augmentation de la production de pollen permet maintenant d'effectuer la production uniquement avec du pollen « résistant » et de réaliser encore un progrès significatif (indice moyen de 67). Avec ce type de matériel, la replantation de zone fusariée en première génération peut être envisagée avec un excellent niveau de sécurité.

### Recombinaisons

La production régulière de pollen facilite également l'exploitation des pisifera dans les programmes de sélection. Auparavant, celle-ci était bien souvent limitée ou retardée par l'indisponibilité du pollen, les meilleurs pisifera ne donnant parfois du pollen que tous les dix ans. Ce n'est plus le cas aujourd'hui : il suffit de programmer un élagage deux ans avant l'exploitation des premiers résultats d'un essai (5 ou 6 ans) pour disposer de pollen, et de réaliser des recombinaisons par anticipation sur les résultats définitifs. Dès la fin de l'essai, les recombinaisons souhaitées sont disponibles pour la poursuite des programmes d'amélioration (croisement intragroupe). Cette remarque est aussi valable pour les tenera et les dura, mais leur sex-ratio naturel ne pose bien évidemment pas les mêmes problèmes.

### Conclusion

Le travail présenté contribue à une meilleure compréhension de la sexualisation des inflorescences et précise la relation entre un stress physiologique et une modification du sex-ratio. Pour allonger encore le cycle mâle et augmenter la quantité de pollen produit, nous pouvons envisager d'accroître l'intensité ou la durée du stress. Un élagage répété sur deux à quatre mois consécutifs pourrait être testé, en veillant toutefois à ne pas porter atteinte à la survie des géniteurs.

Pour un planteur, il apparaît important que le progrès génétique exprimé en milieu contrôlé lui soit intégralement transmis par les semences. Or l'augmentation de la production de pollen a des conséquences favorables sur la qualité du matériel végétal vulgarisé. En premier lieu, la valeur moyenne du matériel est nettement supérieure, de 5 à 6 % ; la reproduction exacte des croisements permet d'exploiter à la fois les aptitudes spécifique et générale à la combinaison des meilleurs géniteurs. D'autre part, sa résistance à la fusariose est



Tableau 7. Caractéristiques moyennes des différentes catégories hybrides sélectionnées.  
*Mean characteristics of the different hybrid categories selected.*

Catégories hybrides / Hybrid categories				
Origine des parents Deli <i>Deli parent origin</i>	Origine des parents T/P <i>T/P parent origin</i>	Nombre de croisements <i>Number of crosses</i>	Valeur en % du témoin (huile) <i>Value in % of control (oil)</i>	Coefficient de variation (%) <i>Coefficient of variation (%)</i>
DA 3 D AF / self	LM 2 T AF / self	22	115	7,0
DA 3 D AF / self	LM 5 T AF / self	6	118	7,7
DA 3 D AF / self	LM 2 T x LM 5 T	11	114	4,8
DA 3 D AF / self	LM 2 T x LM 10 T	5	109	9,0
DA 5 D AF / self	LM 2 T AF / self	6	106	14,9
DA 5 D AF / self	LM 5 T AF / self	11	120	9,1
DA 115 D AF / self	LM 2 T AF / self	78	112	6,1
LM 404 D AF / self	LM 2 T AF / self	67	112	9,1
DA 5 D x DA 3 D	LM 2 T AF / self	40	112	8,6
DA 5 D x DA 3 D	LM 5 T x LM 10 T	7	116	10,3
DA 115 D x DA 3 D	LM 2 T AF / self	9	117	8,5
DA 115 D x DA 3 D	LM 10 T AF / self	7	122	5,7
DA 115 D x LM 404 D	LM 2 T AF / self	8	112	10,8
DA 115 D x LM 404 D	LM 10 T AF / self	11	114	8,0
* Moyenne pondérée par les effectifs. / <i>Mean weighted by numbers.</i>		Total : 288	Moyenne* / <i>Mean*</i> : 113	Moyenne* / <i>Mean*</i> : 8,5

Tableau 8. Héritabilité au sens large au niveau du croisement calculée dans les essais du réseau. / *Broad sense heritability at cross level, calculated for the trials in the network.*

Essais* <i>Trials*</i>	Héritabilité au sens large / <i>Broad sense heritability</i>	Essais <i>Trials</i>	Héritabilité au sens large <i>Broad sense heritability</i>	Essais <i>Trials</i>	Héritabilité au sens large <i>Broad sense heritability</i>
AKGP 2	0,90	LDGP 17	0,77	LMGP 46	0,95
AKGP 3	0,87	LDGP 18	0,82	LMGP 47	0,78
AKGP 6	0,87	LMGP 6	0,84	LMGP 48	0,87
AKGP 7	0,86	LMGP 13	0,87	LMGP 50	0,76
AKGP 8	0,84	LMGP 14	0,81	LMGP 51	0,89
AKGP 11	0,93	LMGP 26	0,89	LMGP 52	0,84
AKGP 12	0,93	LMGP 30	0,77	LMGP 58	0,90
AKGP 18	0,94	LMGP 32	0,72	LMGP 61	0,79
AKGP 19	0,98	LMGP 41	0,88	LMGP 69	0,93
AKGP 20	0,94	LMGP 43	0,90	LMGP 83	0,91
BBDT 17	0,90	LMGP 44	0,93	LMGP 84	0,56
LDGP 3	0,79	LMGP 45	0,95	LMGP115	0,77
Moyenne / <i>Mean</i> : 0,86					

\* AK : Aek Kwasan (Socfindo, Indonésie / *Indonesia*) ; LD : La Dibamba (Ira, Cameroun / *Cameroon*) ; LM : La Mé (Cnra, Côte d'Ivoire).

significativement plus forte, ce qui s'avère utile pour les replantations dans les zones où la fusariose est apparue à la génération précédente. Enfin, les recombinaisons utilisant des pisifera sont beaucoup plus faciles à réaliser, ce qui permettra de faire bénéficier les planteurs du progrès génétique bien plus rapidement et de gagner parfois plusieurs années. ■

#### Remerciements

Les résultats présentés dans cet article sont issus d'un essai mené à la station de recherche de La Mé (Cnra, Côte d'Ivoire). Les auteurs remercient chaleureusement la direction de la station et le personnel pour leur collaboration.

Tableau 9. Indice de fusariose moyen des descendants de la catégorie hybride résistante (DA 115 D AF x LM 2T AF) en fonction de la résistance des parents (nombre de tests). / *Mean vascular wilt index for progenies of the resistant hybrid category (DA 115 D self x LM 2T self) according to parental resistance (number of tests).*

Parents dura de DA 115D AF <i>Dura parents of DA 115D self</i>	Parents pisifera de LM 2T AF / <i>Pisifera parents of LM 2T self</i>		
	Résistants <i>Resistant</i>	Standards <i>Standard</i>	Sensibles <i>Susceptible</i>
Dura d'une descendance résistante <i>Dura of a resistant progeny</i>	67 (138)	90 (251)	114 (14)
Dura d'une descendance non résistante <i>Dura of a non-resistant progeny</i>	100 (35)	108 (75)	141 (52)

\* La définition de l'indice est donnée par Renard *et al.* (1972). Un indice inférieur à 100 est une indication de résistance, un indice supérieur à 100 est au contraire une indication de sensibilité. / *A definition of the index was given by Renard et al. (1972). An index of less than 100 indicates resistance, whilst an index of over 100 indicates susceptibility.*

## Bibliographie / References

- BEIRNAERT A., 1935. Introduction à la biologie florale du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacquin). Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge 5 : 1-42.
- BERCHOUX C. DE, GASCON J.P., 1965. Caractéristiques végétatives de cinq descendances d'*Elaeis guineensis* Jacq. : premières données biométriques, relations entre divers caractères et la production. Oléagineux 20 (1) : 1-7.
- BROEKMANS A.F.M., 1957. Growth, flowering and yield of the oil palm in Nigeria. J. West Afr. Inst. Oil Palm Res. 2 (7) : 187-220.
- CORLEY R.H.V., 1976. Inflorescence abortion and sex differentiation. In : Oil palm research, R.H.V. Corley *et al.* éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 37-54.
- CORLEY R.H.V., HEW C.K., 1976. Pruning. In : Oil palm research, R.H.V. Corley *et al.* éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 307-313.
- DURAND-GASSELIN T., NOIRET J.M., BAUDOIN L., COCHARD B., CAO T.V., KOUAMÉ B., 1998. Study of the effects of selfing and recombination on the expression of genetic improvement: consequences for genetic improvement. ISOPB International Symposium, Dempasar, Bali, Indonésie, 21-22 septembre 1998, 18 p.
- GALLAIS A., 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Paris, France, Masson, 588 p.
- GASCON J.P., BERCHOUX C. DE, 1964. Caractéristiques de la production d'*Elaeis guineensis* (Jacq.) de diverses origines et de leurs croisements : application à la sélection du palmier à huile. Oléagineux 19 (4) : 75-84.
- GASCON J.P., JACQUEMARD J.C., HOUSSOU M., BOUTIN D., CHAILLARD H., KAMGA FONDJO F., 1981. La production de semences sélectionnées de palmier à huile, *Elaeis guineensis*. Oléagineux 36 (10) : 475-486.
- GRAY B.S., 1969. The necessity for assisted pollinisation in oil palms in Malaysia. In : Progress in oil palm, P.D. Turner éd., Kuala Lumpur, Malaisie, Incorporate Society of Planters, p. 184-195.
- HARDON J.J., CORLEY R.H.V., 1976. Pollinisation. In : Oil palm research, R.H.V. Corley *et al.* éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 299-305.
- HARTLEY C.W.S., 1988. The oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Londres, Royaume-Uni, Longman, 761 p.
- HENRY P., 1957. Recherches sur la croissance et le développement chez *Elaeis guineensis* Jacq. et chez *Cocos nucifera* L., comparaison avec quelques autres palmiers. Paris, France, université de Paris, faculté des sciences, 154 p.
- JACQUEMARD J.C., AHIZI P., 1981. L'induction des inflorescences mâles chez les palmiers pisifera. Oléagineux 36 (2) : 51-58.
- JACQUEMARD J.C., MEUNIER J., BONNOT F., 1981. Etude génétique de la reproduction d'un croisement chez le palmier à huile, *Elaeis guineensis* : application à la production de semences sélectionnées et à l'amélioration. Oléagineux 36 (7) : 343-352.
- MEUNIER J., GASCON J.P., 1972. Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO. Oléagineux 27 (1) : 1-12.
- MEUNIER J., POTIER F., AMBLARD P., TAILLIEZ B., 1989. Relations entre la production d'huile et le nombre de régimes chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) : conséquences pour la pollinisation dans les jeunes plantations. Oléagineux 44 (6) : 269-279.
- MICHAUX P., 1961. Les composantes climatiques du cycle annuel de productivité du palmier à huile. Oléagineux 16 (8-9) : 523-538.
- RENARD J.L., GASCON J.P., BACHY A., 1972. Recherches sur la fusariose du palmier à huile. Oléagineux 27 (12) : 581.
- RENARD J.L., NOIRET J.M., MEUNIER J., 1980. Sources et gammes de résistance à la fusariose chez les palmiers à huile, *Elaeis guineensis* et *Elaeis melanococca*. Oléagineux 35 (8-9) : 387-391.
- SPARNAALJ L.D., 1960. The analysis of bunch production in the oil palm. J. West Afr. Inst. Oil Palm Res. 3 : 109-180.
- SPARNAALJ L.D., REES A.R., CHAPAS L.C., 1963. Annual yield variation in the oil palm. J. West Afr. Inst. Oil Palm Res. 4 : 111-125.

# Availability of quality pollen for improved oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seed production

Durand-Gasselín T.<sup>1</sup>, Noiret J.M.<sup>2</sup>, Kouamé Kouamé R.<sup>3</sup>, Cochard B.<sup>1</sup>, Adon B.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> CIRAD-CP, 01 BP 6483, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

<sup>2</sup> CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

<sup>3</sup> CNRA, Station de La Mé, 13 BP 989 Abidjan 13, Côte d'Ivoire

The oil palms grown from selected seeds are hybrids with tenera type (thin-shelled) fruits. They are obtained by crossing palms with dura type (thick-shelled) fruits and those with pisifera type (shellless) fruits. Shell thickness is governed by the codominant *Sh* gene. Pisifera palms have the fruits that contain the most mesocarp, hence oil, but have a very high rate of female sterility. It is tenera palms that are the most commercially worthwhile (Meunier and Gascon, 1972).

Oil palm varietal improvement follows a reciprocal recurrent selection scheme in which progeny tests are used to identify the best crosses and assess the combining ability of the parents used in the programme (Meunier and Gascon, 1972). The best crosses are selected based on a number of characters and are disseminated by selfing or by crossing parents to obtain sufficient numbers of seeds. A given commercial category thus comprises a population of crosses with the mean characteristics of one or more crosses selected in tests (Gascon *et al.*, 1981; Jacquemard *et al.*, 1981).

The pisifera parents of the crosses have to be used as males due to their high rate of female sterility, and maleness of oil palm inflorescences is the result of stress following either high bunch production (which does not occur in abortive pisiferas) or the combined effect of bunch production and environmental factors, primarily water supply (Michaux, 1961; Hardon and Corley, 1976). In the absence of a marked dry season, pisiferas can produce only female inflorescences, which abort.

Another two factors hinder pollen formation on the pisiferas used for seed production. These pisiferas come from populations with a high sex ratio (ratio of the number of female inflorescences to the total number of inflorescences). For breeding purposes, oil palm populations are split into two groups according to their sex ratio so as to exploit the heterosis effect between them, and the group with a low sex ratio comprises only duras. Moreover, the improvement in bunch production is primarily due to an increase in the number of bunches, hence in the sex ratio (Meunier *et al.*, 1989).

The result is that obtaining sufficient quantities of pollen is a major constraint on oil palm seed production which hinders the dissemination of the best varieties. Various methods have been tested with a view to increasing male inflorescence

production, particularly reducing leaf area, sometimes combined with phytohormone-based treatments on female inflorescences in the aim of triggering parthenocarpic fruit development and thus bunch production (Jacquemard and Ahizi, 1981). It is known that reducing leaf area favours male inflorescence formation in oil palm, and in particular, it has been seen that removing the cylinder formed by the unopened leaves for *in vitro* culture triggers a very marked male cycle. Based on these observations, we tested a very severe pruning method, but which ensured pisifera survival. The results are presented below.

## Material and methods

### Planting material

The pruning method was tested on pisiferas of La Mé origin (BRT10) used for seed production. This origin is characterized by a particularly high sex ratio (Berchoux and Gascon, 1965). The pisiferas were split into two groups according to age—the group I pisiferas were around 20 years older than those in group II—and parent generation: the pisiferas in group I were LM2T selfs whereas those in group II belonged to three families resulting from two generations of LM2T or LM10T selfs (table 1).

Those pisiferas with the little leaf character, a recessive genetic trait found in the La Mé origin, were discarded due to the effect of that character on the sex ratio.

### Pruning method

All the open leaves on the pisiferas to be pruned were cut at point C: the lamina was thus entirely removed. The unopened leaves in the spear were cut around 1 m from their base (photos 1 and 2). The treatment was not replicated. Phytosanitary treatments were not necessary given the conditions at La Mé, and none of the pisiferas died.

### Experimental design

In each group, a certain number of non-pruned control pisiferas were chosen and the others split into twelve sub-groups, each pruned a month apart so as to detect any possible seasonal effects (table 2).

### Observations and parameters studied

For each pisifera, the observations concerned male inflorescence formation, the chosen date being

that of inflorescence anthesis. Two cases of hermaphrodite inflorescences were observed and recorded as males. The time lapse between the pruning date and that of anthesis was calculated for each inflorescence. For the control group, this lapse was calculated based on the trial start date, viz 1 February 1995. Observations were conducted for four years after pruning, and pollen viability was monitored for all the inflorescences.

## Results

### Male inflorescence emission

Table 3 presents the results obtained. In the pruned group, 93% of the pisiferas, ie 84 out of 90, produced male inflorescences, compared to 22%, or 7 out of 32, for the controls. The extent of the difference was the same in terms of the number of male inflorescences produced: 6.9 per pruned pisifera compared to 1.6 per control, ie four times more. The effect of pruning primarily concerned the number of pisiferas that produced inflorescences. In effect, the number of inflorescences produced by these pisiferas was much the same irrespective of whether they were pruned (7.4) or not (7.1). These results are illustrated by figures 1 (pruned pisiferas) and 2 (controls).

Figures 3 and 4 show the variability of the results obtained per parent, and reveal the extent of the series of male inflorescences observed. The mean length of a male cycle (table 3) was estimated from the number of months of male inflorescence production, considering the period from 18-32 months after anthesis for group I (96% of the inflorescences produced) and that from 16-30 months for group II (95% of the inflorescences produced) (table 3).

Pruning led to a significant rate of abortion of young inflorescences, including the male flowers induced before the start of the trial that would have been emitted in the months after pruning. This abortion corresponded to the emission of male inflorescences by the controls in the first 15 months, during which production on pruned pisiferas was much lower.

### Effect of pisifera age

Pruning seemed to have a more marked effect on the group II pisiferas, which were younger (14 years old) than those in group I (34 years old). In effect, the difference between the pruned and control pisiferas was greater

in group II than in group I in terms of the number of producing pisiferas and the number of male inflorescences induced (table 3). Moreover, the greater production of male inflorescences in group II was due to the fact that the male cycle was longer on average (7.2 months compared to 5.9).

The response time to pruning was also different for the two groups. Figure 5 is a graph of the cumulated percentage of pisiferas producing inflorescences depending on the number of months elapsed between pruning and anthesis. This shows that the first effects of pruning were clearly visible after 22 months for group I and 18 months for group II. The points of inflexion of the curves occur at around 24 months for group I and 20 months for group II. The pisiferas in group II (14 years old) thus reacted a little earlier than those in group I (34 years old). The difference can probably be put down to the slightly higher leaf emission rate in young palms (figure 6).

### Seasonal variation

Table 4 gives the mean number of male flowers emitted per pruning date, and pisifera distribution according to the number of inflorescences emitted, which reflects the intensity of the pruning effect. For both groups, September to March was a better time for pruning than April to August.

### Pollen viability

All the male inflorescences observed were bagged. The pollen collected was dried and vacuum packed, and its viability measured. On average, the germination percentage was identical whether or not the palm had been pruned: 82 compared to 83% (table 5).

## Discussion

### Inflorescence sex differentiation

Numerous studies have been conducted to elucidate the mechanisms of floral sex differentiation, but generally on dura and tenera palms which suffer stress due to normal bunch production. Using pisifera palms avoided this constraint.

This work primarily concerned variations in the sex ratio. However, the sex ratio does not fully account for male inflorescence emission. In effect, it can vary without the number of male inflorescences increasing, for instance in the event of preferential abortion of inflorescences of one sex (Corley, 1976). Abortions, linked to climatic stress, generally occur simultaneously on all palms and concern inflorescences initiated during the same period.

These studies demonstrated the effect of numerous factors, all of which interact, on sex differentiation. Pruning (reducing leaf area) results in an increase in the number of male inflorescences (Gray, 1969), but it takes around two years for this

effect to occur (Corley and Hew, 1976). Beirnaert (1935) reported that palms visited by weaver birds and which had been without laminas for several years each had 40 to 60 inflorescences, all of them male. An effect of light has been suggested (Broekmans, 1957), or of mineral nutrition (Sparnaaij, 1960) or of the assimilates:production ratio (Beirnaert, 1935). The following may also play a role: drought periods, shading, growth regulators, intercrops, palm age, production, etc (Sparnaaij *et al.*, 1963; Corley, 1976; Corley and Hew, 1976; Hartley, 1988). The chronic form of vascular wilt also results in an increase in the number of male inflorescences (Franqueville, pers. comm.).

Moreover, the increase in the number of bunches (Meunier *et al.*, 1989), and consequently in the sex ratio, is one of the major factors in increasing oil palm production. Genetic improvement has accentuated the feminization of improved palms and thus potentially that of the pisiferas used in improvement programmes. The La Mé origin, on which we worked, is one of the most feminine (Gascon and Berchoux, 1964), and its pisiferas have a high abortion rate. These characters obviously do not favour male inflorescence emission and thus make our results even more significant.

With a leaf emission rate of two per month, the time lapse between sex differentiation and anthesis was estimated at 22 months (Henry, 1957; figure 6, based on Hartley, 1988). We found a time lapse between pruning and anthesis of 20 months for 14-year-old pisiferas and 24 months for those aged 34 years. Given the climatic conditions at the La Mé station, our results apparently tallied with figure 6. In effect, at La Mé, tenera over 15 years old emit around 21 leaves per year. It is also known that the leaf emission rate is higher for pisiferas than for teneras or duras, but conversely, severe pruning must have slowed the rate significantly during some of our observations. Pruning thus indeed affected inflorescence sex differentiation.

Pruning, as we practised it, induced substantial stress right from day one, as photosynthesis was virtually halted. This stress was felt for several weeks, as the palms took four to six months to recover a significant leaf area, with 10 to 15 open leaves. It seemed to have a greater effect if it coincided with the dry season, from late November to March. Pruning in April, at the start of the rainy season, was least effective. Of the six pruned parents that did not emit male inflorescences, two were pruned in April, two in May, one in June and one in July, ie just before or during the rainy season.

### Pruning

Our main aim was to obtain pollen very regularly from the most worthwhile pisiferas. One of the issues was thus knowing whether pruning could

be repeated, and how often. After pruning, inflorescence emission lasted around a year: from 22 to 32 months for group I and 18 to 29 months for group II. Thought could be given to pruning every year. However, although this would be worth trying, we decided not to, for several reasons. Firstly, the effects of pruning again after 12 months and then after 24 months would interact with that of the first pruning round. Depriving the palm of its green leaves at the time of floral development would lead to abortion that would affect some of the male flowers induced by the first pruning round. The third pruning round would occur at the time of anthesis of the flowers induced by the first round which would thus be deprived of assimilates: flower and pollen quality would undoubtedly be affected. The second reason is more practical: bagging and monitoring flowers would be a highly acrobatic operation (unless costly scaffolding were to be erected around each pisifera to replace the leaves which the observers use for support). Lastly, pisifera palms are exploited for fifteen to twenty years, and thus should not be subjected to repeated significant stress.

In view of this, we felt it would be best not to prune again until all the male inflorescences emitted had been harvested, after 30 to 32 months, and to suggest a round number of years, ie 36 months.

Each month, one batch of pisiferas (1/36 of the number used) was pruned, which meant that pollen was constantly available. In a favourable ecology, with a higher rate of leaf emission, it would no doubt be possible to prune every 30 months. In view of the results obtained at La Mé, pruning could be halted from May to July to allow for the fall in the efficacy and quality of pollen collected during the rainy season. Each station will have to adapt the pruning schedule to its ecology.

One other option would be regular pruning to maintain a constant number of leaves, smaller than normal, which would also trigger significant male flower induction. Based on their work on teneras, Corley and Hew (1976) suggested leaving around 16 leaves per palm. As pisiferas do not produce, fewer leaves should perhaps be left. Again, pollen collection would be difficult (scaffolding). Moreover, inflorescence nutrition is primarily ensured by the axile leaf, and at the time of anthesis (leaf 20/22), there is none and pollen quality may be affected. In our case, the palm had already emitted at least 30 leaves by the time of the first antheses.

Another two points are also worth considering. In effect, in certain ecologies, phytosanitary steps will have to be taken. Moreover, we have not yet tested the effect of a second pruning round, but the initial results of routine application of the technique suggest that the effect is apparently reproduced (table 6). The next step is to measure its intensity.

## Applications

### Seed quality

The varietal output of our improvement scheme exploits both general and specific combining ability, insofar as the crosses tested are reproduced exactly.

Dura x tenera crosses are conventionally reproduced by selfing each of the parents. With tenera selfing, only pisiferas are used. In this case, if the tenera is to be well represented, it is important to have pollen for as many pisiferas as possible.

Taking a theoretical example, by planting 144 palms of a tenera self, 36 pisiferas are obtained (1/4). If one pisifera is pruned per month, ie each pisifera is pruned once every three years, each month, pollen is obtained from a new pisifera that will emit seven inflorescences over six to seven months. Once the pollen is packed, it is usable for at least six months, hence it will be available for twelve months (six months' production + six months' storage). At any time, pollen is thus available from twelve different pisiferas for seed production, and at the time of seed delivery, by mixing six months' production, a tenera can be represented by over 18 different pisiferas. This number is thus sufficient for true-to-type reproduction of a cross (Jacquemard *et al.*, 1981).

Over five million seeds of a given cross can be obtained, provided enough female (dura) parents are available. In effect, under the conditions at the La Mé station, with 6.6 inflorescences every three years, ie 2.2 per year, a pisifera will produce at least 200 15-mg pollen units per year and one pollination (one unit) will result in 700 to 800 seeds (case of a six to seven-year-old double-selfed Deli dura palm).

As a result, seed production can be based on true-to-type reproduction of a small number of very good crosses. Reducing the number of crosses reproduced improves the average merits of the planting material.

One can take as an example reproduction of the best hybrids under our programme (Durand-Gasselín *et al.*, 1998), the main characteristics of which are given in table 7.

With limited pollen production, around 15% of crosses have to be used to produce 10 million seeds. Once pollen production is multiplied by four or five, it is easy to use just 3% of crosses whilst

remaining true to the hybrid categories. The expected genetic progress in terms of oil production is equal to the difference between values  $V_2$  and  $V_1$  for planting material selected at a rate of 3% and 15% respectively (Gallais, 1990).

In our case, the gain obtained is 5 to 6%:

- value for a selection rate of 15%:  $V_1 = \mu + i_1 h^2 \sigma$ , ie  $V_1 = 125.8$

- value for a selection rate of 3%:  $V_2 = \mu + i_2 h^2 \sigma$ , ie  $V_2 = 131.7$

if  $\mu = 113$  (table 7),  $i_1 = 1.554$  and  $i_2 = 2.268$  (i being the selection index),  $h^2 = 0.8$  to  $0.9$  in our test system ( $h^2$  being the heritability at cross level, table 8).

The practical implementation of these arrangements does not pose any particular problems if the work is conducted in a network. In effect, it is relatively unusual to have 144 palms of a tenera self at a single site due to the areas required. However, three stations can each plant 50 selfed palms. Pollen exchanges between the stations ensure pisifera representativeness and thus equivalent seed quality at all the stations.

### Vascular wilt resistance of seeds

Vascular wilt resistant material is produced from hybrid categories whose resistance has been tested by inoculation in the prenursery and whose field performance has been proved in an affected zone (Renard *et al.*, 1980). Within these hybrid categories, there is still substantial variability, of which an example is given in table 9 (Franqueville, pers. comm.).

Initially, the mean index for this hybrid progeny was 93, reflecting a good level of tolerance. As the tests were carried out, susceptible selfed pisifera parents and non-resistant selfed progenies were eliminated from resistant seed production, resulting in substantial progress (mean index of 82, excluding the last row and last column of table 9).

The increase in pollen production means that seeds can now be produced using only "resistant" pollen, which means substantial further progress (mean index of 67). With this type of material, replanting in zones affected by vascular wilt during the first generation can quite safely be envisaged.

### Recombinations

Regular pollen production also facilitates pisifera use in breeding programmes. Their use had previously often been limited or delayed by pollen short-

ages, as the best pisiferas sometimes only produced pollen every ten years. This is no longer the case: it is sufficient to schedule pruning two years before exploitation of the initial results of a trial (five or six years) in order to have pollen available and carry out recombinations in anticipation of the final results. At the end of the trial, the required recombinations will thus be available to continue the breeding programme (within-group crosses). This also applies to tenera and dura palms, but their natural sex ratio obviously does not pose the same problems.

### Conclusion

The work presented has contributed towards a greater understanding of inflorescence sex differentiation and has pinpointed the relation between physiological stress and changes in the sex ratio. To extend the male cycle still further and increase the amount of pollen produced, thought could be given to increasing the intensity or duration of the stress in question. Repeated pruning for two to four months in succession could be tested, although care must be taken to safeguard the parents.

It is important for planters to know that the genetic progress observed in a controlled environment will be fully passed on to them through seeds, and increasing pollen production has a beneficial effect on the quality of the planting material distributed. To begin with, the mean value of the material is much higher: around 5 to 6%; true-to-type cross reproduction makes it possible to exploit both the specific and general combining abilities of the best parents. Moreover, the material is also much more vascular wilt-resistant, which is of use when replanting in zones where vascular wilt had been observed in the previous generation. Lastly, recombinations using pisiferas are much easier to carry out, which should enable planters to benefit from genetic progress much more rapidly and in some cases to gain several years. ■

### Acknowledgements

The results presented in this article were obtained in a trial conducted at the La Mé research station (CNRA, Côte d'Ivoire). The authors wish to extend their warmest thanks to the station's management and staff for their help and support.